

Zusammenfassung

Pflanzen werden von einer Vielzahl an Insekten und pathogenen Pilzen befallen. Das gleichzeitige Auftreten von Insektenbefall und Pilzinfektion auf der selben Pflanze ist daher nicht selten zu erwarten. Dabei kann es zu direkten aber auch indirekten, d.h. durch die Pflanze vermittelten, Interaktionen kommen, da sowohl Pathogen- als auch Insektenbefall Abwehrreaktionen in der Pflanze induzieren können. Vorhergehender Befall der einen Art könnte sich somit auf nachfolgenden Befall der anderen Art auswirken.

Die vorliegende Arbeit widmete sich modellhaft solchen Interaktionen zwischen Pflanze, herbivorem Insekt und phytopathogenem Pilz am Beispiel der Wirtspflanze Chinakohl (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*), dem auf Kreuzblütler spezialisierten Blattkäfer *Phaedon cochleariae* (Coleoptera: Chrysomelidae) und dem Blattnekrosen erzeugenden Pilz *Alternaria brassicae* (Fungi imperfecti: Deuteromycetes). Die Interaktionen zwischen Herbivor und Pilz wurden sowohl lokal (beide Antagonisten auf dem selben Blatt) als auch systemisch (Antagonisten auf verschiedenen Blättern) untersucht.

In Gewächshausversuchen wurde die Auswirkung von Pilzbefall auf die Entwicklung und das Wirtswahlverhalten von *P. cochleariae* untersucht. Hierbei zeigte sich, dass Larven des Blattkäfers, die sich von pilzbefallenen Blättern ernährten - ohne jedoch den Pilz selbst zu konsumieren - sich signifikant langsamer entwickelten als Tiere der Kontrollgruppen. Diese hatten nichtsymptomatische Nachbarblätter der pilzbefallenen Pflanze (systemische Blätter) bzw. Blätter einer gesunden Pflanze als Futter erhalten. Weiterhin konnten bei Tieren, die an pilzbefallenen Blättern fraßen, geringere Larven- und Puppengewichte festgestellt werden. Dagegen blieben Gesamtmortalität sowie Fekundität der resultierenden Adulten vom Pilzbefall unbeeinflusst. Der phytopathogene Pilz übte somit einen negativen Einfluss auf das Wachstum des Herbivors aus. Dieser Effekt war jedoch nicht systemisch sondern beschränkte sich auf das pilzbefallenen Blatt (Kapitel 2).

Um festzustellen, ob die durch *A. brassicae* verursachte Verlängerung der Entwicklungsdauer, die Anfälligkeit der Blattkäferlarven gegenüber dem insektenpathogenen

Pilz *Metarhizium anisopliae* erhöht, wurden Larven, die sich zuvor drei Tage lang von *A. brassicae*-befallenen bzw. von gesunden Chinakohlblättern ernährt hatten, in eine Sporensuspension von *M. anisopliae* (LD₅₀) getaucht. In der Tat erwiesen sich Larven, die auf *A. brassicae*-befallenen Blättern gehalten worden waren, als signifikant anfälliger gegenüber dem Insektenpathogen: während nur die Hälfte der Kontrolltiere vor Erreichen des Puppenstadiums verstarb, war keine der Larven, die auf pilzbefallenen Blättern gehalten worden waren, in der Lage sich zu verpuppen. Larven, die mit *A. brassicae*-befallenen Blättern gefüttert wurden, waren kleiner als Individuen, die gesunde Blätter erhielten. Daher wurde ein zweites Experiment mit unterschiedlich großen Individuen durchgeführt, bei dem die Larven jedoch ausschließlich auf gesunden Blättern gehalten worden waren. Der Versuch ergab, dass größere Individuen sich resistenter gegenüber *M. anisopliae* zeigten als kleinere, gleich alte Larven. Die Größe der Tiere ist somit ein bestimmender, wenngleich nicht der einzige Faktor für die erhöhte Anfälligkeit von Larven, die sich von *A. brassicae*-befallenen Blättern ernährten. Die Ergebnisse des Experiments legen nahe, dass phytopathogener Befall zu Abwehrreaktionen seitens der Pflanze führen kann, die wiederum die Anfälligkeit des Herbivors gegenüber einem entomopathogenem Pilz erhöht (Kapitel 3).

Kombiniert man die in Kapitel 2 und 3 beschriebenen Beobachtungen, so lässt sich hieraus eine Bestätigung der sog. ‚slow-growth, high-mortality‘ Hypothese ableiten – einer Überlegung, die unter Ökologen, welche sich mit den Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Insekten beschäftigen, viel diskutiert wird. Die Hypothese besagt, dass herbivore Insekten, die sich von suboptimalen Pflanzen ernähren, mehr Zeit für ihre Entwicklung benötigen. Das Insekt verbleibt dadurch länger in den anfälligen Entwicklungsstadien und erfährt ein erhöhtes Risiko von Prädatoren, Parasitoiden oder Pathogenen getötet zu werden. In Kapitel 2 wurde gezeigt, dass *P. cochleariae* in seiner Entwicklung verlangsamt, wenn die Käferlarven sich von pilzbefallenen Blättern ernähren (*slow growth*). Die Versuche in Kapitel 3 bestätigen, dass diese langsamer wachsenden Individuen eine erhöhte Mortalität erleiden, wenn sie mit einem entomopathogenem Pilz in Kontakt kommen (*high mortality*). Erstmalig wurde hiermit auch die Möglichkeit einer indirekten Interaktion zwischen einem phytopathogenem und einem entomopathogenem Pilz beschrieben. (Kapitel 3)

Neben den beschriebenen Auswirkungen auf die Fitnessparameter der Larven, hatte der Befall des Chinakohls durch *A. brassicae* auch Konsequenzen für das Wirtswahlverhalten des

Blattkäfers. Adulte Käfer mieden es, von pilzbefallenen Blättern zu fressen und legten weniger Eier auf diesen ab als auf Blättern einer gesunden Pflanze. Larven, hingegen, fraßen bevorzugt auf den befallenen Blättern. Systemische Effekte wurden bei den durchgeführten Zweifachwahltests jedoch nicht beobachtet (Kapitel 2).

Während Pilzbefall sich negativ auf den Herbivor auswirkte, hatte im umgekehrten Fall, ein vorangegangener Insektenbefall der Pflanze keine messbaren Folgen für das Wachstum des Pilzes auf dem Blatt. Unterschiede in der Größe der Läsionen wurden nicht beobachtet und waren unabhängig von der Stärke des Insektenschadens sowie der verstrichenen Zeit zwischen dem Ende der Fraßaktivität und der Pilzinokulation. Auch konnten keine räumlichen Unterschiede (lokal/systemisch) in der Eignung der Blätter festgestellt werden. Fazit: die Resultate dieser Studie konstatieren eine asymmetrische Beziehung zwischen Herbivor und Pilz, da das synchrone bzw. sequentielle Auftreten beider Antagonisten auf der selben Wirtspflanze sich lediglich in eine Richtung nachteilig auswirkte (Kapitel 2).

Die ökologischen Studien wurden durch physiologische Messungen ergänzt, welche die Mechanismen der pflanzlichen Antwort auf Pilzbefall und Herbivorie näher beleuchten sollten. Faktoren des Primärstoffwechsels (Wasser, Saccharose, C/N-Verhältnis, Proteine) und potentiell verteidigungsrelevante Sekundärmetabolite (Glucosinolate, Peroxidase, Anthocyane) wurden erfasst. Sowohl Herbivorie als auch Pilzbefall hatten im befallenen Blatt eine Reduktion des Saccharose-Gehalts sowie eine Erhöhung der Glucosinolat- und Anthocyankonzentrationen zur Folge. Der Wassergehalt war lediglich in den insektengeschädigten Blättern geringfügig verringert, während eine erhöhte Peroxidaseaktivität ausschließlich als Folge des Pilzbefalls messbar war. Keine Veränderungen konnten im C/N-Verhältnis sowie im Proteingehalt der Blätter festgestellt werden. Neben anderen, noch unbekanntem Faktoren, scheint somit die erhöhte Aktivität der Peroxidase für die negativen Effekte des Pilzbefalls auf die Käferentwicklung mitverantwortlich zu sein. Diese Schlussfolgerung kann gezogen werden, da unbeschädigte Blätter und von konspezifischen Blattkäferlarven befressene Blätter, sich in ihrer Nahrungsqualität für *P. cochleariae* Larven nicht unterschieden (s. unten) (Kapitel 4).

Neben den Interaktionen zwischen Chinakohl, *A. brassicae* und *P. cochleariae* wurden schließlich auch die zweiteiligen Pflanze-Herbivor Beziehungen näher beleuchtet. Es wurde untersucht, a) ob der Befall der Pflanze durch die Larven von *P. cochleariae* zur induzierten Resistenz gegenüber späteren Befall durch den Blattkäfer (Adulte und Larven) führen würde und b) ob Faktoren, die der Larve entstammen (Wehrsekret, Kot, Regurgitat), direkt oder indirekt (durch die Induktion von Resistenzreaktionen in der Pflanze) Einfluss auf das Fraß- und Eiablageverhalten des Käfers nehmen könnten. Chinakohlblätter, die von Larven des zweiten Larvalstadiums befallen worden waren, konnten bei anschließender Verfütterung an konspezifische Larven ebenso gut verwertet werden wie unbefallene Blätter. In Zweifachwahltests, jedoch, wurden die von *P. cochleariae* Larven befallenen Blätter von den konspezifischen adulten Weibchen bezüglich Fraß und Eiablage gemieden. Die Blattkäferlarven unterschieden jedoch nicht zwischen befallenen oder intakten Blättern. Wie in allen vorangegangenen Versuchen, waren auch hier keine systemischen Effekte zu beobachten. (Epi)chrysolidial, die Hauptkomponente des larvalen Wehrsekrets, konnte in Spuren auf der Blattoberfläche nachgewiesen werden, nachdem die auf dem Blatt fressenden Larven entfernt worden waren. Diese Substanz hat in höheren Konzentrationen eine frass- und eiablagehemmende Wirkung auf adulte *P. cochleariae*. Diese Studie wies jedoch nach, dass die an das Blatt adsorbierte Menge an (Epi)chrysolidial nicht ausreicht, um eine Meidungsreaktion hervorzurufen. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass mechanisch beschädigte Blätter sowie mechanisch beschädigte und mit Larvalkot bzw. mit Regurgitat behandelte Blätter ebenso gut als Fraß- und Eiablage substrat akzeptiert wurden wie unbehandelte Blätter des Chinakoehls. Hieraus darf gefolgert werden, dass die Fraßaktivität der Larven und die damit verbundene physiologische Antwort der Pflanze, das Fraß- und Eiablageverhalten der Blattkäferweibchen beeinflussten (Kapitel 5).

Interaktionen zwischen Pflanzen, Pathogenen und Herbivoren sind hochgradig komplex. Sie sind abhängig von einer Vielfalt miteinander in Beziehung stehender Faktoren, wie z.B. i) der Fähigkeit der Pflanze zu induzierten Verteidigungsmaßnahmen bzw. zur Toleranz von Befall, ii) der spezifischen Biologie der interagierenden Arten, iii) abiotischen Stressfaktoren (blieben in dieser Studie unberücksichtigt) und iv) dem zeitlichen und räumlichen Aspekt der Interaktionen. Das Ergebnis der Wechselwirkungen zwischen Pflanzen, Pilzen und herbivoren Insekten kann positiv, negativ oder neutral für jede Seite ausfallen. Die vorliegenden Untersuchungen zeigten, dass im Fall von *A. brassicae* und *P. cochleariae*, wenn sie gemeinsam auf Chinakohl vorkommen, eine asymmetrische Beziehung zu beobachten ist, bei

der lediglich der Blattkäfer nachteilig beeinflusst wird. Dies kann mit einer Verschlechterung der Nahrungsqualität erklärt werden, bei der die vom Pilz induzierte Erhöhung der Peroxidase-Aktivität, neben anderen Faktoren, eine Rolle spielen könnte. Zur Zeit existieren nur wenige Studien, die ökologische und physiologische Experimente miteinander verbinden und gleichsam direkte Effekte des Pilzes von Effekten trennen, die über die Wirtspflanze vermittelt werden - und darüber hinaus den zeitlichen Aspekt der Interaktionen berücksichtigen. Zum besseren Verständnis der komplexen Beziehungen zwischen Pflanze, Pilz und Herbivor sind weitere Untersuchungen nötig, die diese Punkte berücksichtigen.